

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ТРУДЫ ПАЛЕОНОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 183

*В. Н. ВИШНЯКОВА, Г. М. ДЛУССКИЙ,  
Л. Н. ПРИТЫКИНА*

НОВЫЕ  
ИСКОПАЕМЫЕ  
НАСЕКОМЫЕ  
С ТЕРРИТОРИИ  
СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1981

# МИОЦЕНОВЫЕ МУРАВЬИ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СССР

Г. М. ДЛУССКИЙ

До настоящего времени из миоценовых отложений на территории СССР было описано всего три вида муравьев [Попов, 1932; Залесский, 1949]. Автором была обработана коллекция миоценовых муравьев, хранящаяся в ПИН и насчитывающая более 100 образцов, что позволило значительно расширить наши представления о мирмекофауне неогена на территории СССР.

Все образцы представляют собой отпечатки (преимущественно крыльев) крылатых половых особей, попавших в воду во время брачного лёта. Отпечатки муравьев в породе в отличие от инклюзов в ископаемых смолах иногда не дают возможности уверенно судить об их родовой принадлежности. Номенклатурные трудности такого рода можно преодолеть, вводя условные названия типа «*Ponerites*», не имеющие таксономического статуса и указывающие лишь на принадлежность к соответствующей группе, в данном случае — к подсемейству Ponerinae. В подавляющем большинстве случаев также невозможно различить признаки, которые используются для разделения видов в процентной систематике, что дает возможность определять многих миоценовых муравьев только до рода или группы видов.

Несмотря на все эти трудности, нам все же кажется целесообразным описание этих материалов, так как они позволяют существенно дополнить сведения об эволюции фауны муравьев в целом и уточнить характеристику ландшафтов прошлого. При этом приходится опираться в значительной мере на признаки жилкования крыльев, мало используемые в систематике современных муравьев, и вводить новые диагнозы родов и подсемейств, ориентированные на палеонтологический материал.

Обозначения индексов, применяемых в описании жилкования крыльев, расшифровано на рис. 49, а. На всех рисунках масштабный отрезок равен 1 мм.

Там, где это не оговорено особо, принята система муравьев, разработанная Брауном [Brown, 1973].

Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность А. П. Расницыну (ПИН) за помощь в осуществлении этой работы и подготовке ее к печати.

## СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE LATREILLE, 1802

### ПОДСЕМЕЙСТВО PONERINAЕ LEPELETIER, 1836

Диагноз. Стебелек одночлениковый. Брюшко с перетяжкой между 1 и 2-м сегментами. Жало имеется. Средние и задние голени часто с гребенчатыми шпорами.

Жилкование переднего крыла. Характерной особенностью подсемейства является положение жилки си-а, которая удалена от основания крыла и впадает в  $M + Cu$ , либо вблизи ячейки тси, либо в ее пределах ( $I_{cu} < 1,5$ , рис. 49, б). Из 20 изученных родов подсемейства у всех представителей 13 родов жилкование полное (для муравьев), т. е. имеются замкнутые ячейки 1г, 2г, гт и тси. В пяти родах наблюдается редукция жилкования: исчезновение участка RS между ячейками гт и тси у части видов *Amblyopone* Erichson и исчезновение жилки гт-т у *Cryptopone* Em, *Typhlomyrmex* Mayg (часть видов также с открытой ячейкой 2г), *Proceratium* Rog. и *Prionopelta* Mayg. В специализированной трибе Сегарачини (2 рода) наблюдается сильная редукция жилкования: от 2 замкнутых ячеек (1г и тси) до их полного отсутствия.

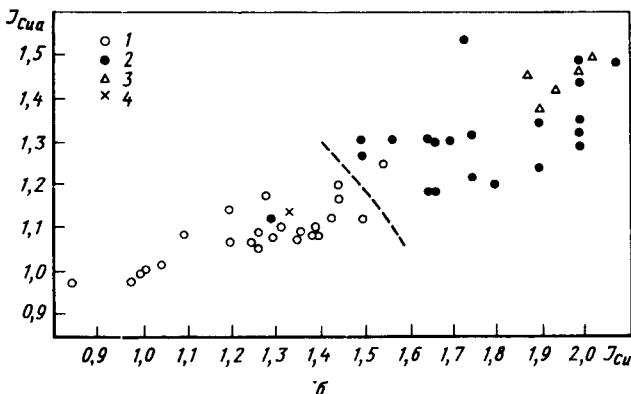
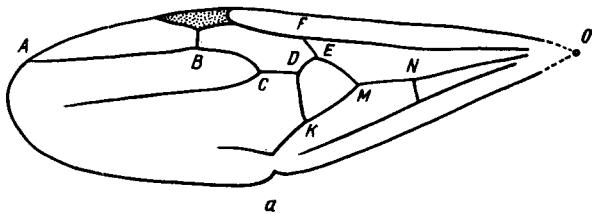


Рис. 49. Промеры на крыле муравьев (а) и различия в положении жилки си-а у Ponerinae, Dolichoderinae и Formicinae (б). Условные обозначения: длина крыла = ОА, индексы:  $I_{cu}$  = OM : ON,  $I_{cu}$  = KMN : KM,  $I_{lr}$  = BC : CD,  $I_{mcu}$  = KM : DE,  $I_{rsu}$  = ME : EF. 1 — Ponerinae; 2 — Dolichoderinae; 3 — Formicinae; 4 — „Ponerites“ *stauropolitanus* sp. n.

Состав. 62 рода, в том числе 10 — только в ископаемом состоянии [по Brown, 1973, с дополнениями]. Современные виды распространены главным образом в тропиках, но представители 15 родов встречаются в Голарктике. Верхний мел — современность.

### Род *Protamblyopone* Dlussky, gen. nov.

Название произведено от рода *Amblyopone* Erichson, 1841.

Типовой вид — *Protamblyopone inversa* sp. nov., миоцен Киргизии.

**Диагноз.** Самка. Жвалы треугольные, широкие. Глаза крупные. Усики нормальные, по-видимому, 12-членниковые. Стебелек одночлениковый, петиолюс массивный, причленяется к брюшку всей широкой задней поверхностью. Ширина петиолюса в 2,5 раза меньше ширины брюшка. Перетяжка на брюшке незаметна. Конец брюшка приострен, что обычно свидетельствует о наличии жала.

**Систематическое положение.** Петиолюс, причленяющийся к брюшку всей широкой задней поверхностью, — характерный признак трибы *Amblyoponini*. Описываемый род строением мандибул и слабой выраженностью или отсутствием перетяжки на брюшке напоминает *Concoctio* Brown., описанную из тропической Африки. Представители всех других родов имеют сильно модифицированные мандибулы. В то же время *Concoctio* обладает рядом специализированных признаков, конвергентно возникающих у многих мелких муравьев (*C. concentra* Brown., рабочий — 2,2 мм, самка — 2,3 мм): усики укороченные, 9-членниковые; глаза у рабочих отсутствуют, а у самок уменьшены и насчитывают около 50 фасеток; у *Protamblyopone* усики нормальные и, по-видимому, 12-членниковые (на отпечатке правого усика видно 8 членников, но конец жгутика явно обломан, что видно при сравнении с отпечатком левого усика, на котором, правда, не сохранилось следов расчленения).

Состав. Один описываемый ниже вид.

### *Protamblyopone inversa* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50а

Видовое название *inversa* (лат.) — перевернутая.

Голотип — ПИН № 1295/3; отпечаток нижней стороны тела самки; Киргизия, Кочкорский район, Чон-Туз, миоцен.

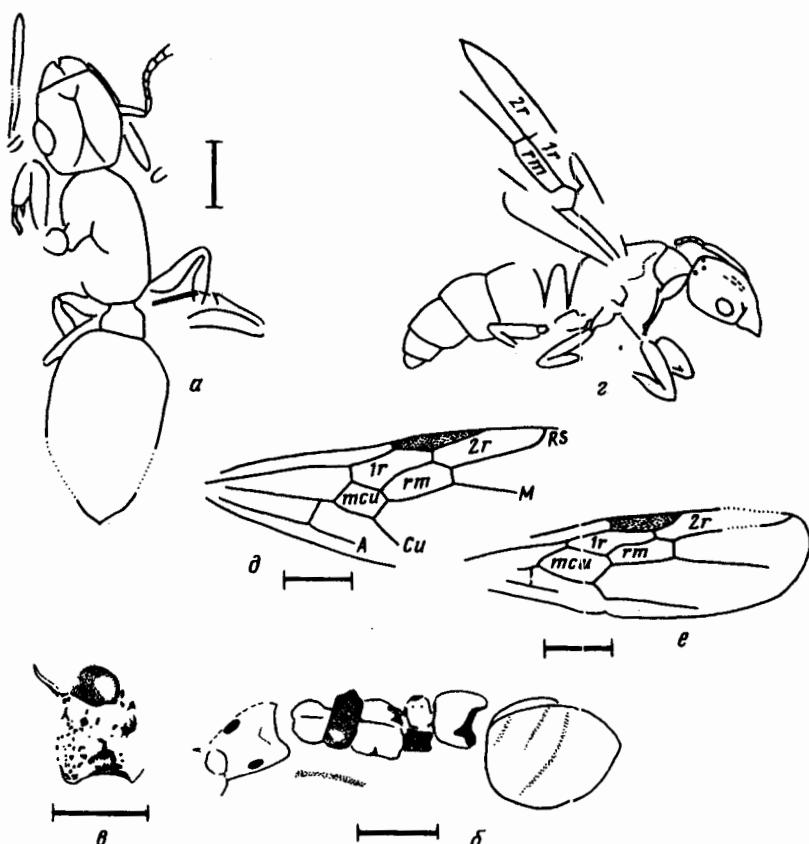


Рис. 50. Roperginae

а — *Protamblyopone inversa* sp. н. Отпечаток тела; голотип; № 1295/3; Киргизия (Чон-туз); миоцен; б, в — *Rhytidoponera* (?) *kirghizorum* sp. н.; голотип № 372/890; Киргизия (Чон-туз), миоцен; б — отпечаток тела (голова несколько наклонена); в — голова сверху; пунктиром показаны сохранившиеся фрагменты хитина; г — „*Ponerites*“ *umbrus* (Поров). Отпечаток тела; голотип [Попов, 1939]; д — „*Ponerites*“ *stauropolitanus* sp. н. Переднее крыло; голотип; № 224/24; Ставропольский край (Вишневская балка); миоцен; е — „*Ponerites*“ *karaganensis* sp. н. Переднее крыло; голотип; № 254/2737; Ставропольский край (Вишневая балка); миоцен. На рис. 50—55 длина масштабного отрезка — 1 мм

**Описание.** Голова с выпуклыми боками и прямым затылочным краем; длина головы несколько больше ширины. Глаза большие. Скапус короткий, не достигает затылочного края головы. Жгутик усика длинный, длина его больше длины головы; 1-й членник жгутика в 1,5 раза больше 2-го. Грудь массивная. Ноги короткие и толстые.

**Размеры, мм:** длина тела 6,5, длина головы 1,25, ширина головы 1,12, длина груди 1,75, длина переднего бедра 1,0, длина петиоля 0,5, ширина петиоля 0,6.

**Материал.** Голотип.

### Род *Rhytidoponera* Mayr, 1862

*Rhytidoponera* (?) *kirghizorum* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50б, в

**Голотип** — ПИН № 372/890; плохо сохранившийся отпечаток тела самки; Киргизия, Кочкорский район, Чон-Туз, миоцен.

**Описание.** Наличник длинный, его длина приблизительно равна ширине. Голова удлиненная, с выемкой на затылочном крае и приостренными углами. Оцеллярная область приподнята (на отпечатке смялася). По крайней мере голова с бугорчатой скульптурой (рис. 50, в; на рис. видны отпечатки бугорков).

**Размеры, мм:** длина тела 2,7, длина груди 1,8, длина головы 1,0, ширина головы 0,7.

**З а м е ч а н и е.** Хотя на отпечатке не видны основные признаки, характерные для *Rhytidoponera*, я все же счел возможным отнести вид к роду *Rhytidoponera* в связи с большим сходством в строении головы с мелкими *Rhytidoponera* (подрод *Chalcoponera*)<sup>1</sup>.

**М а т е р и а л.** Голотип.

„*Ponerites*“ *umbrus* (Popov), comb. nov.

*Ponera* (?) *umbra*: Попов, 1932, с. 17—19, рис. 1.

Рис. 50г

**Г о л о т и п** — отпечаток тела самки в профиль; Курганский р-н, Северо-Западный Кавказ, миоцен, место хранения неизвестно.

**О п и с а н и е.** Голова прямоугольная, длина ее больше ширины; затылочный край слабовыпуклый; затылочные углы округлены. Жвалы массивные, треугольные. Глаза смещены к переднему краю головы, сравнительно крупные. Глазки имеются. Грудь массивная, с разделенными передне- и среднегрудью. Стебелек с высокой толстой чешуйкой. На груди и чешуйке нет каких-либо выростов или шипов. Переднее крыло с полным набором ячеек. Ячейка тсси 5-угольная, ячейка гт прямогольная, вытянутая, с почти параллельными большими сторонами. Жилки г-гс и гс-т образуют прямую линию.

**Р а з м е р ы**, мм: длина тела 6,25; длина головы 1,50; длина груди 2,00; длина переднего крыла 4,5.

**С и с т е м а т и ч е с к о е п о л о ж е н и е.** По комплексу признаков этот вид, несомненно относится к трибе *Ponerini*, точнее к группе наименее специализированных морфологически родов этой трибы (*Ponera* Latr., *Hypoponera* Sant., *Cryptopone* Em. и др.). Поскольку ни один из признаков, по которым различаются эти роды (формула щпор голеней, форма нижней стороны петиолюса и др.), на отпечатке не видны, определить родовую принадлежность этого вида не представляется возможным. Тэйлор [Taylor, 1967], ревизовавший род *Ponera* мировой фауны, считает, что нет достаточных оснований для отнесения какого-либо из вымерших видов, описанных в роде *Ponera*, к этому роду.

**М а т е р и а л.** Вид переописан по описанию, фотографии и рисунку в работе В. В. Попова [1932].

„*Ponerites*“ *stauroopolitanus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50д

**Н а з в а н и е** дано по местонахождению вблизи г. Ставрополя.

**Г о л о т и п** — ПИН № 224/24; отпечаток переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение 4), миоцен, караганский горизонт.

**О п и с а н и е.** Полный набор ячеек. Жилка тсси-а впадает в М + Су вблизи ячейки тсси ( $I_{mcu} = 1,33$ ;  $I_{cua} = 1,13$ ). Дистальный отрезок RS, ограничивающий ячейку 2г, довольно резко изгибается к костальному краю крыла. Ячейки гт и тсси 5-угольные. Первые отрезки RS и M приблизительно равны.

**Р а з м е р ы**, мм: длина переднего крыла 5,2; длина тела, судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов порядка 8—12.

**С и с т е м а т и ч е с к о е п о л о ж е н и е.** Признаки, по которым можно было бы с уверенностью отнести описанный вид к какому-либо роду, отсутствует, но скорее всего он относится к неспециализированным представителям трибы *Ponerini* типа *Ponera* или *Hypoponera*.

Крыло сходно по жилкованию с современными *Ponera coarctata* Latr. и *Hypoponera eduardi* For. От найденной в тех же отложениях „*P.*“ *karaganensis* и от „*P.*“ *umbrus* отличается формой ячеек гт, тсси и 2г.

**М а т е р и а л.** Голотип.

<sup>1</sup> Австралийский мирмеколог Р. В. Тэйлор, ознакомившись с голотипом, выразил сомнения в принадлежности этого муравья к подсемейству *Ponerinae*, когда эта статья уже находилась в печати.

„*Ponerites*“ *karaganensis* Dlussky, sp. nov.

Рис. 50е

Название дано по караганскому горизонту.

Голотип — ПИН № 254/2737; отпечаток переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение I, слой I), миоцен, караганский горизонт.

Описание. Полный набор ячеек. Жилка  $t_{ci}$ -а впадает в  $M + Cu$  вблизи ячейки  $t_{ci}$  ( $I_{mcu} = 1,05$ ). Дистальный отрезок  $RS$ , ограничивающий ячейку  $2g$ , почти прямой. Ячейки  $gt$  и  $t_{ci}$  5-угольные. Первый отрезок  $M$  в несколько раз длиннее первого отрезка  $RS$ . Ячейка  $t_{ci}$  очень крупная.

Размеры, мм: длина крыла 5,7; длина тела, судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов порядка 8—12.

Систематическое положение. Вид относится, скорее всего, к трибе *Ropaeigini*, но признаки, по которым описываемый вид можно было бы отнести к определенному роду, отсутствуют.

От описанных выше видов отличается крупной ячейкой  $t_{ci}$ . Жилкование сходно с современными *Trachymesopus stigma* F., *Brachyponera senaarensis* Mayg., *Pachycondyla astuta* F. Sm. и др.

Материал. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMICINAE LEPELETIER, 1836

Диагноз. Стебелек двучлениковый у всех каст. Места прикрепления усиков частично или полностью прикрыты лобными лопастями. Жало имеется. Покровы, как правило, плотные, часто скульптированные.

Жилкование переднего крыла. Жилка  $t_{ci}$ -а удалена от ячейки  $t_{ci}$  ( $I_{mcu} > 1,5$ ;  $I_{cua} > 1,15$ ). В большинстве случаев жилкование в той или иной степени редуцировано. Из 58 изученных родов только в двух (*Anisopheidole* For. и частично *Pogonomyrmex* Mayg.) отмечено полное жилкование (замкнутые ячейки  $1g$ ,  $2g$ ,  $gt$ ,  $t_{ci}$ ). Для большинства родов (48 из 58) характерна открытая ячейка  $2g$ . Исключение представляют роды циркумтропических триб *Pheidologetini* (*Carebara* Westw., *Lophomyrmex* Em., *Oligomyrmex* Mayg., *Pheidologeton* Mayg.) и *Myrmecinini* (род *Myrmecina* Latr. представлен в Палеарктике несколькими близкими видами) и неотропических триб *Attini* (изучено 9 родов) и *Cephalotini* (2 рода). При этом у *Pheidologetini*, *Myrmecinini* и *Cephalotini* вершина ячейки удалена от края крыла (кроме *Myrmicinae* этот признак встречается только у представителей рода *Liometopum* Mayg.).

Состав. 143 рода, в том числе 13 — только в ископаемом состоянии (Brown, 1973, с дополнениями). Распространены по всему земному шару. Эоцен — современность.

Род *Paraphaenogaster* Dlussky, gen. nov.

Название произведено от рода *Aphaenogaster* Mayg., 1853.

Типовой вид — *Paraphaenogaster microphthalmus* sp. nov., миоцен Северного Кавказа.

Диагноз. Самец. Жвалы крупные, широкие, причленяются к бокам переднего края головы. Глаза маленькие. Грудь с выпуклыми скутумом и скутеллюмом, большими мезоплеврами, разделенными четким швом, и сильно вытянутым проподеумом. Проподеум с зубчиками. Членики стебелька удлиненные, петиолюс без выраженного узелка. На переднем крыле дистальный отрезок  $RS$  подходит к переднему краю, но не сливается с ним, так что ячейка  $2g$  открыта. Жилка  $rs$ - $t$  редуцирована, так что ячейка  $gt$  отсутствует. Дистальный отрезок  $M$  отходит от  $RS$  в пределах ячейки  $1g$  (не от общего узелка с  $M$ ). Ячейка  $t_{ci}$  имеется.

Состав. Один описываемый ниже вид. Кроме того, в коллекциях ПИН имеется 30 отпечатков крыльев из Вишневой балки и 1 — из Темнолесской. При сравнении отпечатков крыльев из разных обнажений Вишневой балки (табл. I) видно, что крылья, найденные в обнажении № 4 и в Темнолесской, как правило, крупнее (10—12 мм), чем из обнажений №№ 1 и 2 (6—9 мм). Можно предположить, что это связано с различиями в условиях захоронения и половым диморфизмом: участок захоронения, вскрытый в обнажении № 4 находился ближе к берегу, чем участки, вскрытые в обнажениях № 1 и 2. Такое же объяснение отличий фауны

Темнолесской от фауны Вишневой балки дает Е. Э. Беккер-Мигдисова [1964]. Легкие самцы уносились ветром дальше от берега, чем массивные самки. Это предположение подтверждается и анализом распределения отпечатков *Lasius* (см. ниже). Значительная изменчивость в размерах крыльев, форме ячейки тиси и положении точки отхождения дистального отрезка M от RS (рис. 51, б-е; табл. I) позволяют все же предположить, что сохранившиеся крылья принадлежали особям разных видов. Однако описание новых видов по этим признакам не представляется возможным.

По-видимому, к этому же роду относятся некоторые виды, описанные из Радобоя (миоцен) в родах *Myrmica* Latr. и *Carebara* Westw. [Heer, 1849; Mayg, 1867], однако точно установить это можно будет только после дополнительного изучения типов.

**Сравнение.** По строению груди, головы и петиоляса новый род сходен с *Aphaenogaster* Mayg. Отличается от всех известных *Pheidolini* необычайно маленькими глазами самца. У большинства видов *Aphaenogaster* на переднем крыле имеется ячейка гт. Исключение представляет *A. (Derotyrrma) swammerdami* For. из Северной Америки, жилкование которого в общем напоминает жилкование описываемого рода, но это сходство явно вторичное. *Paraphaenogaster* можно рассматривать как рано специализировавшуюся и давно отделившуюся от *Aphaenogaster* (также обнаруженного в миоценовых отложениях) вымершую ветвь *Pheidolini*.

*Paraphaenogaster microphthalmus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 51а, б

**Видовое название** *microphthalmus* (греч.) — с маленькими глазами.

**Голотип** — ПИН № 224/213; отпечаток тела самца и лежащего рядом переднего крыла; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 4), миоцен, караганский горизонт.

**Описание.** Скутум и скутеллюм сильно выпуклые (на рисунке этого не видно, т. к. на отпечатке они сильно смяты). Проподеум в профиль слабо вогнутый, с короткими зубчиками. Петиолюс постепенно расширяющийся кзади, в профиль его верхняя поверхность выпуклая, без узелка. Постпетиолюс короче и тоньше петиоляса, почти цилиндрический.

**Размеры**, мм: длина тела около 12; длина головы 1,6; длина груди 4,2; длина переднего крыла 8,5.

**Материал.** Голотип.

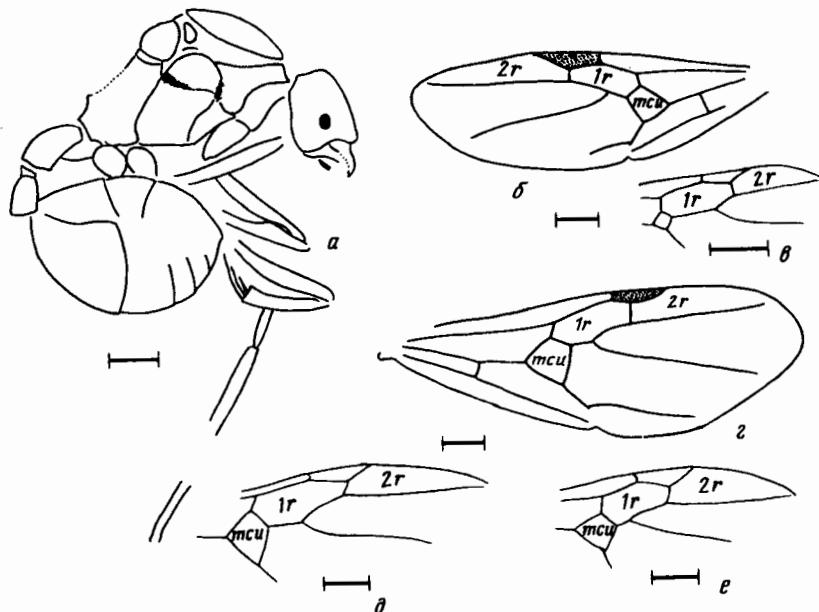


Рис. 51. *Paraphaenogaster* gen. nov. Ставропольский край (Вишневая балка); миоцен

а — *P. microphthalmus* sp. н. отпечаток тела и переднее крыло голотипа; № 224/213; б-е — варианты жилкования переднего крыла *Paraphaenogaster* spp: в — № 254/2740, г — № 254/1517, д — № 291/16; е — № 254/2850

**Диагноз.** Стебелек одночлениковый, у многих видов без чешуйки, причем отсутствие чешуйки первично. Перетяжка между 1 и 2 сегментами брюшка отсутствует. Отверстие клоаки в виде щели. Жало либоrudimentарное (триба Aperi-retini), либо, чаще, отсутствует.

Жилкование переднего крыла. Жилка  $t_{mcu}$ -а сдвинута к основанию:  $I_{mcu} = 1,5-2,3$ ;  $I_{cua} = 1,15-1,65$ . Жилкование от полного (*Aneuretus* Em., *Dolichoderus* Lund., часть видов *Iridomyrmex* Mayg., *Liometopum* Mayg., *Protazteca* Carpenter) до почти полной редукции ячеек (*Leptomyrmex* Mayg.). У всех изученных видов Евразии и Австралии ячейка 2г закрыта. У Dolichoderinae из Нового Света ячейка 2г часто открыта, в частности в специализированных родах *Azteca* For. и *Dorymyrmex* Mayg. У всех олигоценовых представителей подсемейства, найденных в Северной Америке [Carpenter, 1930] ячейка 2г также замкнута.

**Состав.** 32 рода, в том числе 10 родов только в ископаемом состоянии [Brown, 1973, с дополнениями]. Распространены по всему земному шару, преимущественно в тропиках. В Палеарктике 5 родов. Эоцен (возможно — верхний мел) — современность.

### Род *Dolichoderus* Lund, 1831

**Состав.** Несколько десятков видов, главным образом в тропиках. В Палеарктике 2 близких вида. Известно 12 ископаемых видов из эоцена (балтийский янтарь), олигоцена (Флориссант) и миоцена (Радобой).

#### *Dolichoderus tauricus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 52а, б

**Голотип.** — ПИН № 287/343; почти неповрежденный объемный отпечаток тела самки; Крым, Керчь, миоцен.

**Описание. Самка.** Голова прямоугольная, длина ее несколько больше ширины. Бока головы слабо выпуклые, затылочный край слегка вогнутый. Лобные валики сближены. Усики с 3-члениковой булавой. Глаза смешены к переднему краю головы. Глазки либо очень маленькие, либо вообще отсутствуют. Все швы груди глубокие и отчетливые. Пронотум с округленными задними углами, хорошо виден сверху. Скутум и скутеллюм плоские. Мезоплевры с отчетливым поперечным швом. Проподеум с оттянутыми бугорками, от которых отходят невысокие гребни (на рисунке обозначены пунктиром) к коксам и середине метанотума. Поверхность между бугорками плоская, а не вогнутая, как у *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) и близких видов. Стебелек без чешуйки и выростов, с округленным узелком, без

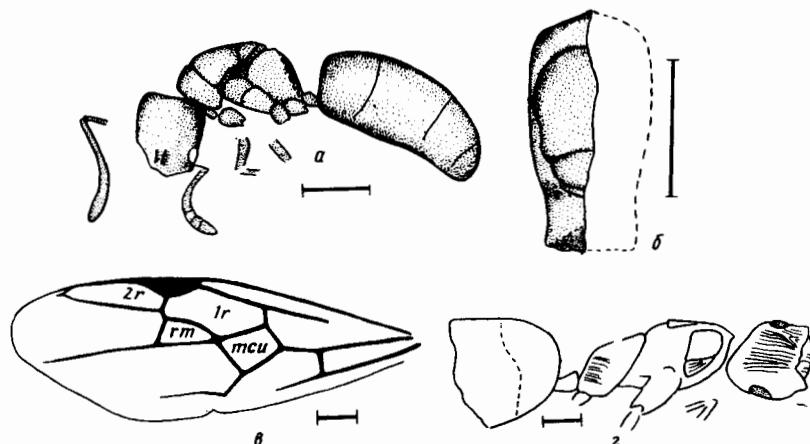


Рис. 52. Dolichoderinae

а — *Dolichoderus tauricus* sp. n.; тело в профиль; голотип; № 287/343; Крым (Керчь); миоцен; б — грудь того же экземпляра сверху; в — переднее крыло *Liometopum* sp.; № 254/576; Ставропольский край (вишневая балка); миоцен; г — *Kotshkorkia laticeps* sp. n.; отпечаток тела; голотип; № 372/433; Киргизия (Чон-туз); миоцен

выраженной цилиндрической части; его максимальная высота немногого за серединой. Все тело в очень тонкой гранулированной скульптуре.

Размеры, мм: длина тела 5,25; ширина головы 0,99; длина груди 1,45.

Сравнение. Новый вид близок к современным и ископаемым видам из группы *D. quadripunctatus* L. Отличается формой выростов эпинотума.

Материал. Голотип.

### Род *Liometopum* Mayr, 1861

Диагноз. Переднее крыло с полным жилкованием. Ячейка 2г закрытая, вершина ее удалена от края крыла. Ячейка тси 5-угольная или 4-угольная, но в последнем случае гт не стебельчатая.

Состав. Известно 9 видов, в том числе 5 современных (2 — Неарктика, 2 — Палеарктика, 1 — Индо-малайская область) и 4 вымерших — 1 в эоцене (Балтийский янтарь), 2 — в олигоцене (Флориссант) и 1 — в миоцене (Радобой).

В миоценовых отложениях Ставропольского края (Вишневая балка) обнаружено 3 отпечатка крыльев *Liometopum* (рис. 52, в), два из которых имеют длину 9,0 мм (№ 254/576 и 254/686) и одно — 7,5 мм (№ 254/1525). Их жилкование неотличимо от жилкования современных палеарктического *L. microcephalum* (Panz.) и неарктического *L. apiculatum* Mayr.

### Род *Kotshkorkia* Dlussky, gen. nov.

Название рода дано по местонахождению близ пос. Кочкорка.

Типовой вид — *Kotshkorkia laticeps* sp. nov., миоцен Киргизии.

Диагноз. Самка. Тело морщинистое. Голова широкая. Передний край наличника выпуклый. Глаза хорошо развиты, находятся приблизительно посередине головы. Петиолюс без чешуйки, с низким коническим узелком. Грудь и петиолюс без шипов или выростов.

Сравнение. У современных Dolichoderinae грубо скульптированные покровы характерны только для *Dolichoderus* Lund. Описываемый род отличается от *Dolichoderus* отсутствием шипов или выростов на груди и петиолюсе и формой головы. Струйчатая скульптура отмечена также у олигоценовых *Elaeomyrmex* Сагр. и *Miotymrmex* Сагр. из Флориссанта (США), однако первый род характеризуется стройным вытянутым телом, а второй — высокой чешуйкой. Кроме того, *Kotshkorkia* отличается от всех известных родов подсемейства формой головы и переднего края наличника. Строение стебелька *Kotshkorkia* характерно для Dolichoderinae и не встречается у представителей других подсемейств.

Состав. Один описываемый ниже вид.

### *Kotshkorkia laticeps* Dlussky, sp. nov.

Рис. 52г

Видовое название *laticeps* (лат.) — широкоголовая.

Голотип — ПИН № 372/433; отпечаток тела самки; Киргизия (Чон-Туз, Кочкорского района), миоцен.

Описание. Самка. Голова, наличник, бока пронотума и проподеум с четкими морщинками, на остальных отделах груди морщинки не видны. На голове морщинки слегка расходящиеся. Поверхность брюшка и мезоплевры с гранулированной структурой. Длина головы приблизительно равна ширине. Высота петиолюса почти равна его длине.

Размеры, мм: длина груди 4,0; длина головы 1,8; ширина головы 2,0.

Материал. Голотип.

### ПОДСЕМЕЙСТВО FORMICINAE LATREILLE, 1802

Диагноз. Стебелек одночленниковый, как правило, с чешуйкой. Чешуйка отсутствует только у наиболее специализированных представителей подсемейства со своеобразной биологией (*Oecophylla* Fr. Smith, высшие *Cataglyphis* Först.). Брюшко без перетяжки между 1 и 2-м сегментами. Жало отсутствует. Аналльное отверстие вытянуто в трубочку и окружено венчиком волосков.

Жилкование переднего крыла крайне однообразное: ячейка  $r_m$  отсутствует, ячейка  $2r$  замкнутая, дистальные ветви  $M$  и  $RS$  выходят из одного узелка. Ячейка  $t_{sc}$  обычно имеется у представителей триб *Formicini* и *Lasiini* и всегда отсутствует у представителей триб *Plagiolepidini*, *Catromonotini*, *Oecophyllini* и др.

Состав. 51 род, в том числе 7 родов только в ископаемом состоянии. Распространены по всему земному шару. Эоцен — современность.

### Род *Catromonotus* Mayr, 1861

Состав. В современной фауне известно несколько сот видов этого рода, распространенных по всему земному шару. Известно около 10 вымерших видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки.

В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз, Кочкорского района) найдено пять плохо сохранившихся отпечатков *Catromonotus*: ПИН № 127/11 (самец, длина тела 9,5 мм), 372/288 (самец, 9,0 мм), 372/416 (самец, 10,4 мм), 372/4376 (самец, 9,0 мм), 372/448, (самец, 9,2 мм) и 372/462 (самка, 11,5 мм). Длина груди 3,7—4,5 мм. Судя по корреляциям, наблюдаемым у современных видов, длина переднего крыла самцов 7—8 мм. У одного экземпляра (рис. 53, з) заметно место прикрепления антенн и строение переднего края наличника. Судя по строению груди и переднего края наличника (отсутствие лопасти или вырезки), этот вид относится к неспециализированным представителям рода, типа современных *Catromonotus* s. str. Описание вида в связи с плохой сохранностью материала не представляется возможным.

В среднемиоценовых отложениях Грузии (Сачхерский р-н, с. Бахиоти; конкский горизонт) обнаружены отпечатки тела самца (№ 3437/1, длина тела 7,5 мм) и фрагменты переднего крыла (№ 3437/11, предполагаемая длина целого крыла около 9 мм) *Catromonotus* sp.

### Род *Lasius* Fabricius, 1804

Состав. В современной фауне 33 вида, распространенных в Палеарктике и Неарктике. Описано около 20 видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки, в том числе 2 вида — из миоценовых отложений на территории СССР.

*Lasius vetulus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 53а—г, 54б

Видовое название *vetulus* (лат.) — старый.

Голотип. — ПИН № 254/1440; отпечаток тела самки; Ставропольский край, местонахождение Вишневая балка, обнажение № 4; миоцен, караганский горизонт.

Описание. Самка. Голова широкая, длина ее приблизительно равна ширине. Затылочный край головы выпуклый. Ширина груди, видимо, приблизительно равна ширине головы. Скутум не прикрывает сверху скutellума. Проподеум сравнительно короткий. Брюшко массивное, длина его явственно больше длины груди.

Самец. Голова уже груди, без выемки на затылочном крае. Глаза большие. Передний край наличника выпуклый. Грудь типичного для *Lasius* строения. Чешуйка высокая, в профиль с округленной вершиной, выпуклой передней поверхностью и прямой задней. Переднее крыло как у самки или с редуцированной ячейкой  $t_{sc}$  (3 из 20 отпечатков).

Размеры, мм: длина тела самки 7—8 (голотип 7, 8), самца 4—5 (аллотип 4, 5); длина груди самки (голотип) 2,5, самца (аллотип) — 2,0; длина переднего крыла самца 4—5, самки 6—7.

Сравнение. Современные виды *Lasius* можно разделить на 2 большие группы. У представителей подродов *Lasius* s. str. и *Cautolasius* Wilson самки основывают новые семьи самостоятельно. Для самок этих муравьев (рис. 54, а) характерны крупные общие размеры, сравнительно маленькая голова (ширина ее меньше ширины груди) с прямым или слабо выемчатым затылочным краем, массивный скутум, прикрывающий сверху переднеспинку (связано с развитием крыловой мускулатуры) и массивное брюшко, длина которого явственно больше длины груди (необходимость создания запаса пищи на время одиночного существования самки).

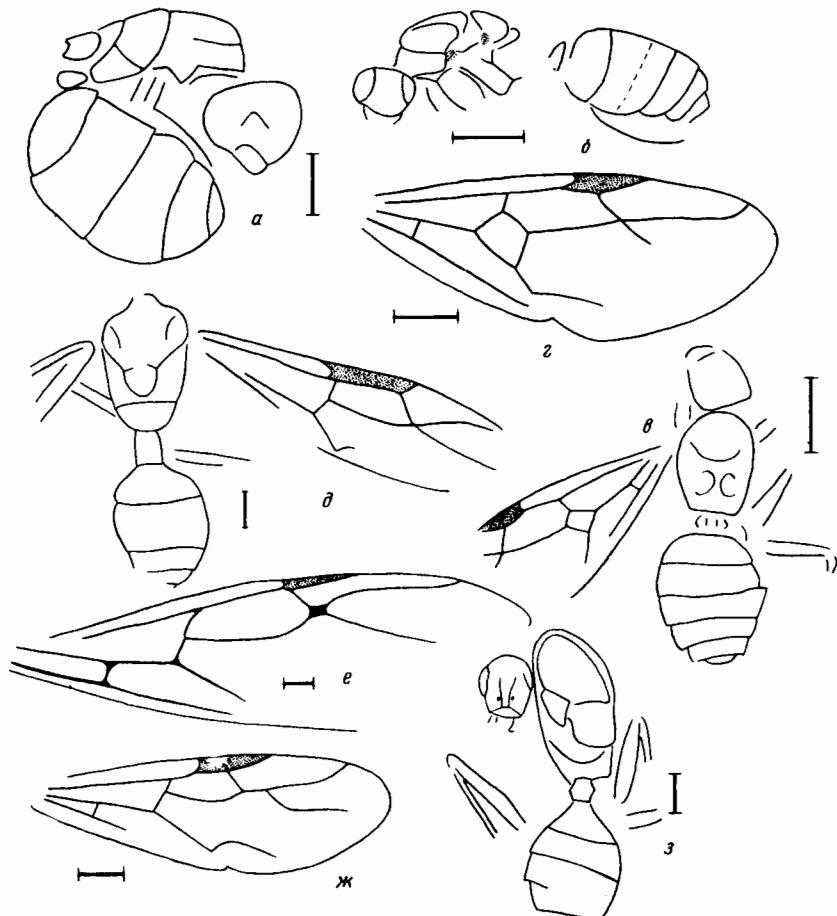


Рис. 53. Formicinae

а, б, в, г — *Lasius veltulus* sp. н.; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 4); миоцен: а — голотип (самка), № 254/1440, б — аллолит (самец), № 254/2898, в — паратип (самец), № 254/2903, г — переднее крыло самки № 254/2944, д — „*Camponotoides*“ sp., самец № 254/2414. Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 2, слой XVI), миоцен, е — „*Camponotoides*“ *macropterus* sp. н., переднее крыло, голотип, № 254/2880. Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 3, слой IX), миоцен, ж — „*Camponotoides*“ sp., переднее крыло, № 254/2485, ставропольский край (вишневая балка, обнажение № 1, слой IX), миоцен, з — *Camponotus* sp., самец, № 372/4276, Киргизия (Чон-туз), миоцен

Размеры самок и самцов сильно различаются: так у *L. (Cautolasius) flavus* (F.) длина переднего крыла самцов 3,5—4,7 мм, а у самок 7,5—9,2 мм. Самки представителей подродов *Austrolasius* Faber, *Dendrolasius* Ruzs. и *Chthonolasius* Ruzs. основывают новые семьи паразитически в гнездах *Lasius* s. str., что привело к дегенерации самок. Крайней степени эта дегенерация достигает у *Austrolasius*, где самки, самцы и рабочие имеют приблизительно одинаковые размеры. У *Dendrolasius* и *Chthonolasius* самки крупнее самцов, но различия эти меньше, чем у *Lasius* s. str. и *Cautolasius*. Длина переднего крыла самцов этих муравьев около 4,5 мм, а самок *L. (Dendrolasius) fuliginosus* (Latr.) — 6,0—6,6 мм, *L. (Dendrolasius) spathepus* Whlr — 5,6—6,5 мм, *L. (Chthonolasius) umbratus* (Nyl.) — 5,2—6,3 мм. Для самок этих двух подродов (рис. 54, в) характерна относительно большая голова (ширина ее больше ширины груди) с выемчатым затылочным краем, слабая грудь (скutum не прикрывает или едва прикрывает переднеспинку) и маленькое брюшко (длина его у молодых особей приблизительно равна длине груди или меньше).

У *Lasius veltulus* (рис. 54, б) отношение размеров груди и брюшка приближается к таковому у *Lasius* s. str. и *Cautolasius*, что указывает на самостоятельное образование новых семей. В то же время размерные различия самок и самцов меньше, чем у современных *Lasius* s. str. и *Cautolasius*, и сходно с таковыми у паразитических подродов. Пропорциями головы этот муравей также напоминает *Dendrolasius*, хотя и хорошо отличается от них выпуклым затылочным краем.

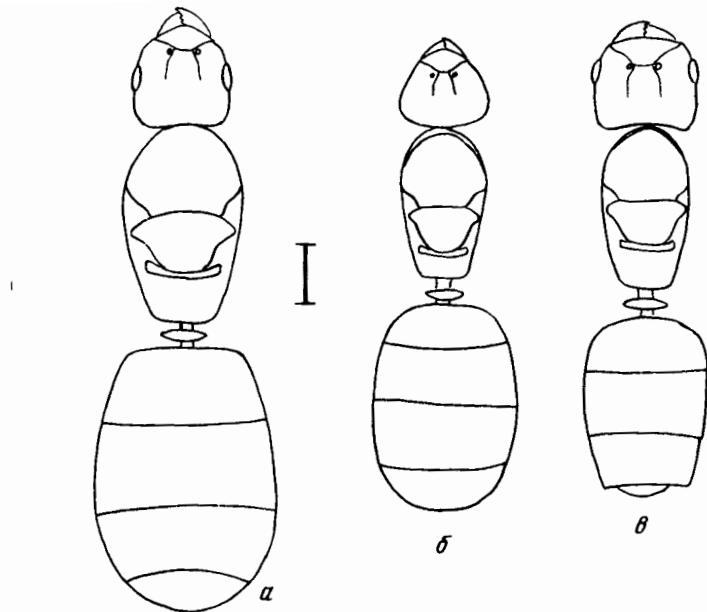


Рис. 54. Сравнение пропорций тела у самок современных видов *Lasius* F. и миоценового *Lasius vetulus* sp. n.

*a* — *L. (Lasius) alienus* (Först.); *б* — *L. vetulus* sp. n., реконструкция; форма головы и длина тергитов как у голотипа, ширина тергитов определена на основании корреляции, наблюдавшихся у современных видов; *в* — *L. (Chthonolasius) umbratus* Nyl.

Таким образом, *Lasius vetulus*, по-видимому, может рассматриваться как общая предковая форма, как самостоятельно основывающих новые семьи, так и социально-паразитических *Lasius*.

З а м е ч а н и е. Из сарматского горизонта миоцена Закарпатской УССР (Березовский массив) Ю. М. Залесским [1949] был описан самец *Lasius tertiarius* G. Zal. Ни один из признаков этого муравья не позволяет отличить его от самцов какого-либо современного или вымершего вида рода *Lasius*.

М а т е р и а л. Голотип; аллотип — отпечаток тела самца ПИН № 254/2898, Вишневая балка, Ставропольский край, обнажение № 4, караганский горизонт миоцена; паратипы — в том же обнажении, что и голотип и аллотип, № 254/2871 (самка), 254/2875 (самец), 254/2903 (самец). Помимо этого в Вишневой балке найдено 25 отпечатков передних крыльев *Lasius*, разбивающихся по размерам следующим образом: 3,8—4,2 мм — № 254/391, 379а, 546, 1462, 2860; 4,3—4,7 мм — № 254/232, 246, 269, 287, 510, 805, 2855, 2856а, 2885, 2889; 4,8—5,2 мм — № 254/519, 556, 2888; 5,8—6,2 мм — № 254/526а, 2846; 6,3—6,7 мм — № 254/2634, 2881, 2899, 2944; 6,8—7,2 мм — № 254/3096. Такой характер распределения, несомненно, указывает на то, что крылья принадлежат самцам (4—5 мм) и самкам (6—7 мм). Соотношение полов (21 : 9) близко к соотношению 3 : 1, характерному для социальных перепончатокрылых. Можно предположить, хотя и без полной уверенности, что все найденные крылья принадлежали особям одного или нескольких близких видов.

### Род *Formica* Linnaeus, 1758

Диагноз. Антенны рабочих самок 12-членниковые, самцов — 13-членниковые; прикрепляются у заднего края наличника. 2—5 членники жгутика усика длиннее 6—11. Лобные валики расходящиеся. Лобная площадка четко ограничена. Жвалы массивные; вершинный зубец жвал лишь немного больше предвершинного. 4-й членник нижнечелюстных щупиков приблизительно равен 5-му. Ячейка тarsi имеется. Самцы лишь немного меньше самок.

Состав. В современной фауне около 200 видов, распространенных в Палеарктике и Неарктике. Известно много вымерших видов из эоцена, олигоцена и миоцена Европы и Северной Америки. Все вымершие виды относятся к наиболее примитивному из современных подродов *Sericeiformica* For. и вымершему подроду *Protoformica* Dluss.

*Formica (Serviformica) martynovi* (Попов), comb. nov.

*Lasius martynovi*: Попов, 1932, с. 19—20, рис. 2—3. ПИН № 3546/1; Грузия, Ормстя, окр. Гори, миоцен, сармат.

Описание. Самка. Голова прямоугольная с почти параллельными сторонами; длина ее несколько больше ширины. Затылочный край прямой. Скапус на  $\frac{1}{5}$  выдается за затылочный край головы. 2—5 членики жгутика длиннее, чем 6—11. Глаза посредине боков головы. Жвалы широкие, массивные. Грудь шире головы, массивная, скутум не прикрывает сверху переднеспинки. Крыло с ячейкой теси. Брюшко массивное, как у *Formica fusca* L.

Размеры, мм: длина головы 2,0; ширина головы 1,75; длина груди 2,25; длина от основания переднего крыла до вершины птеростигмы 6,5.

Систематическое положение. По строению жгутика усика и общим пропорциям тела этот вид должен быть отнесен не к роду *Lasius*, а к подроду *Serviformica* рода *Formica*. Поскольку самки современных *Serviformica* различаются по характеру хетотаксии, скульптуре и окраске, а на отпечатке эти признаки не видны, сравнение *F. martynovi* с другими видами подрода невозможно.

*Formica* sp. vel. *Lasius* sp.

В среднемиоценовых отложениях Грузии (Сачкорский р-н, с. Бахиоти; конкский горизонт) найдено переднее крыло длиной 7 мм (ПИН № 3437/10), которое, судя по жилкованию, принадлежало *Formica* или самке *Lasius*.

**СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE INCERTAE SEDIS**

В отложениях Ставрополья (Вишневая балка, Караганский горизонт миоцена) найдено 2 фрагмента передних крыльев муравьев (ПИН № 254/2892, 2895) с ячейкой теси (*Paraphaenogaster* или самки *Lasius*) и 13 отпечатков задних крыльев (ПИН № 254/836, 1097, 1106, 2268, 2406, 2522, 2621, 2866, 2874, 699, 2845, 224/36). Последние три отпечатка, судя по размерам, принадлежали «*Camponotites*».

**Род «*Formicites*»**

Рис. 55

Диагноз. Стебелек одночлениковый; брюшко без перетяжки между 1 и 2 сегментами (*Formicinae* или *Dolichoderinae*).

Материал. В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз, Кочкорского района) найдено 9 отпечатков тела муравьев плохой сохранности, длиной 4—5 мм (ПИН № 127/114; 372/43, 300, 401, 446, 452, 454, 781), 6 мм (ПИН № 372/437а) и 7-7,5 мм (ПИН № 372/373, 419, 420, 426).

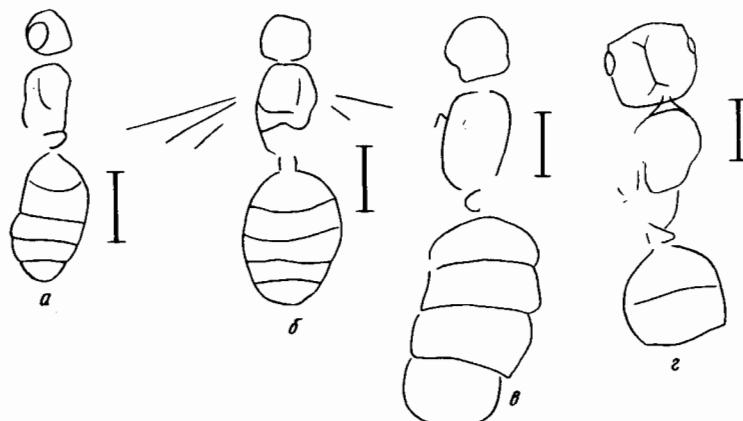


Рис. 55. Formicidae incertae sedis, Киргизия (Чон-Туз), миоцен  
а — № 127/114; б — № 372/454; в — № 372/426; г — № 372/437а

## Род «*Camponotites*»

Рис. 53д, е, ж

Диагноз. Переднее крыло с замкнутой ячейкой 2г и без ячеек гт и тс. Наружные ветви RS и M выходят из общего узелка. Такие крылья характерны для всех представителей триб Plagiolepidini, Camponotini и Oecophyllini подсемейства Formicinae.

Материал. В миоценовых отложениях Ставропольского края (Вишневая балка) найдено 11 отпечатков крыльев и фрагмент тела самца без головы с передним крылом (ПИН № 254/2414, рис. 53, д). По размерам крылья разбиваются на следующие группы: 6—6,9 мм (№ 254/2851, 2858, 2862), 7—7,9 мм (№ 254/2485, 2853, 2879), 8—8,9 мм (№ 254/2414, 2418, 2847), 9—10 мм (№ 254/1468, 2902) и 16,7 мм (№ 254/2880). Судя по изменчивости, эти крылья должны были принадлежать по меньшей мере трем разным видам.

„*Camponotites*“ *macropterus* Dlussky, sp. nov.

Рис. 53е

Название *macropterus* (греч.) — с большими крыльями.

Голотип — ПИН № 254/2880; Ставропольский край (Вишневая балка, обнажение № 3, слой IX), миоцен (караганский горизонт).

Описание. Крылья с замкнутой ячейкой 2г; ячейки гт и тс отсутствуют. Внешняя ветвь RS изогнута к переднему краю крыла. Длина крыла от основания до вершины ячейки 2г — 16,7 мм.

Сравнение. Отличается от всех известных видов Палеарктики и Неарктики формой ячейки 2г и необычайно крупными размерами. У *Camponotus xerxes* For., самого крупного муравья Палеарктики, длина крыла самки 13—15 мм.

Материал. Голотип.

\* \*

\*

Из 114 отпечатков муравьев, обнаруженных в миоценовых отложениях на территории СССР, подавляющее большинство найдено в Ставропольском крае (Вишневая балка — 92 экз., Темнолесская — 2 экз.) (табл. 1) и в Киргизии (Чон-Туз — 22 экз.). Хотя объем изученного материала не так уж велик, он все же позволяет сделать некоторые выводы о структуре сообществ муравьев на территории Евразии в миоцене. Прежде всего бросается в глаза, что в миоцене Ставрополья соотношение подсемейств близко к современному. Из табл. 2 видно, что в верхнем мелу доминировали представители Sphecomyrminae и Ponerinae. В эоцене Европы и олигоцене Северной Америки более 60% фауны муравьев составляли представители Dolichoderinae и около 30% — Formicinae. В миоценовых отложениях Ставрополья доминируют Formicinae (52%) и Myrmicinae (41%), что очень близко к современному соотношению подсемейств в большинстве биогеоценозов Палеарктики. В качестве примера в таблице приведены данные автора по хвойно-широколиственным лесам Южного Приморья и саксауловым лесам дельты Мургаба.

Более детальный анализ распределения отпечатков муравьев по слоям (табл. 3) показывает, что в течение миоцена состав фауны муравьев на территории Ставрополья менялся. В самых нижних слоях (слой XVI обнажения № 2), возможно относящихся к чокракскому горизонту миоцена [Беккер-Мигдисова, 1964], найдены только крылья «*Camponotites*», тогда как в средних и верхних слоях крылья такого типа составляли всего 6%. Этот факт можно истолковывать двояко. С одной стороны различия могут объясняться сезонными различиями в условиях захоронения: известно, что у всех современных палеарктических *Camponotus* вылет крылатых особей происходит весной, тогда как у большинства других муравьев — летом или осенью. Этому предположению противоречит высокая численность Notoptera (35,4% всей фауны), массовое размножение которых обычно наблюдается во второй половине лета. С другой стороны, возможно, что в это время здесь существовала своеобразная фауна муравьев, где доминировали крупные Formicinae, не имеющая аналогов в современной фауне Палеарктики, но, возможно,

Таблица 1

Изменчивость крыльев у *Paraphaenogaster* (обозначения индексов на рис. 1)

Местонахождение	Слой	Обнажение	Колл., №	Длина крыла	Индексы				
					I <sub>cuia</sub>	I <sub>cu</sub>	I <sub>rsn</sub>	I <sub>mcu</sub>	I <sub>Ir</sub>
Темнолесская Вишневая балка	—	—	254/2912	12	1,5	1,8	2,3	2,7	1,6
To же	XI	1	254/2738	8	1,4	—	1,8	3,1	1,5
» »	XI	1	254/2739	7,5	1,3	2,1	2,3	2,0	1,5
» »	XI	2	254/2740	7	1,6	3,7	1,6	1,8	0,7
» »	XI	2	254/1087	9	—	—	1,8	2,5	1,0
» »	XI	2	254/2852	6,8	1,5	2,2	1,6	2,6	1,8
» »	IX	1	254/2473	8*	1,5	1,8	1,9	4,8	1,0
» »	IX	1	254/2510	8*	—	—	1,5	1,7	0,8
» »	IX	1	254/2516	7,7	1,5	2,1	1,7	1,8	0,7
» »	IX	2	254/2371	8,6	—	—	1,5	1,8	2,5
» »	IX	2	254/2391	6,5*	—	—	1,7	2,0	2,0
» »	IX	2	254/2843	8	1,4	2,2	2,2	1,8	1,6
» »	IX	2	254/2849	7	—	—	1,5	2,2	1,8
» »	IX	2	254/2850	7,5	1,3	1,8	1,9	1,8	1,8
» »	IX	2	254/2873	9*	1,5	2,0	1,8	2,2	1,5
» »	VIII	1	254/2894	9	—	1,8	2,0	2,0	2,0
» »	V	1	254/2922	7,5	1,4	2,0	1,7	1,9	1,3
» »	V	2	254/2415	7,3	1,4	1,7	2,1	1,9	—
» »	I	1	254/1496	6,2	1,4	2,1	1,5	1,9	1,5
» »	—	4	224/146	7*	—	—	1,5	2,6	1,4
» »	—	4	254/380	6*	1,4	1,7	2,3	1,9	—
» »	—	4	254/457	11,9	1,4	1,8	2,0	2,4	2,0
» »	—	4	254/2558	11*	—	—	—	—	—
» »	—	4	254/2884	11*	—	—	1,5	1,9	1,4
» »	—	4	254/2887	11,5*	1,4	1,8	2,0	2,6	1,2
» »	—	4	254/2900	10,5	1,5	1,9	1,8	2,0	1,3
» »	—	4	254/2923	9,5*	—	—	2,0	3,0	1,0
» »	—	4	254/2968	9,5*	1,4	1,9	1,6	2,2	—
» »	—	4	291/16	11,5	1,5	2,0	1,8	2,8	1,2
» »	?	1	224/213	8,5	1,4	2,1	2,8	2,2	1,6
» »	?	?	254/1517	10	1,5	1,8	2,2	2,5	1,5
» »	?	?	254/2378	11	—	—	—	—	—

\* Размеры вычислены на основании корреляций.

Таблица 2

Соотношение представителей различных подсемейств муравьев (Formicidae) в прошлом и в современных биогеоценозах Палеарктики [использованы данные Carpenter, 1930; Длусский, 1975а, б; Длусский, Купянская, 1972]

Подсемейство муравьев	Верхний мел		Эоцен (Балтийский янтарь)		Олигоцен (Флориссант)		Миоцен (Ставрополь)		Современность	
	кол.	%	кол.	%	кол.	%	кол.	%	%	%
Sphecomyrminae	7	58	0	0	0	0	0	0	0	0
Ponerinae	3	25	112	1,0	2	0,1	2	2,7	1	0
Pseudomyrmicinae	0	0	18	0,1	2	0,1	0	0	0	0
Myrmicinae	0	0	214	1,8	207	3,7	30	40	17—33	52—85
Dolichoderinae	? 2	17	7508	64,3	3505	63,3	3	4	1	1
Formicinae	0	0	3827	32,8	1818	32,8	40	53,3	67—83	15—48
Всего муравьев	12		11679		5534		75			

Распределение муравьев (ориг.) и некоторых других насекомых [Беккер-Мигдисова, горизонт миоцена)

Группа насекомых	Обнажения № 1, 2, 3,						
	XVI		XI		IX		VIII
	кол.	%	кол.	%	кол.	%	кол.
Всего насекомых	361	100	79	100	717	100	5
Isoptera	2	0,6	0	0	0	0	0
Homoptera	128	35,4	6	7,6	146	20,4	1
В том числе							
Aphidae	4		2		18		0
Psyllidae	120		3		139		0
Diptera	67	18,5	15	19,0	173	24,1	1
Lepidoptera	0	0	0	0	7	1,0	0
Formicidae	7	1,9	5	7,9	19	2,5	1
В том числе							
«Ponerites»	0		0		0		0
Paraphaenogaster	0		5		9		1
Liometopum	0		0		2		0
Lasius	0		0		5		0
«Camponotites»	7		0		3		0

напоминающая фауну современных африканских саванн, где довольно высок удельный вес *Camponotus* [Léveux, 1966]. В пользу этого предположения говорит нахождение *Acacia parschlugiana* Ung. в чокракском (?) горизонте Темнолесской и нахождение только в XVI слое Вишневой балки листоблошек *Petrocizzia andrianae* Beck.-Migdisova (единственный современный вид рода обитает в саваннах Южной Африки) и *Agonoscena marmorea* Beck.-Migdisova (современные виды рода — обитатели ксерофитного редколесья Средиземноморья) [Беккер-Мигдисова, 1964].

В XI слое обнажений № 1, 2, 3 Вишневой балки (караганский горизонт миоцена) найдено 19 отпечатков муравьев, в том числе 9 — *Paraphaenogaster*, 5 — *Lasius*, 3 — «*Camponotites*» и 2 — *Liometopum*. В IX, VIII и V слоях обнажений № 1, 2, 3 найдены только отпечатки *Paraphaenogaster*. В наиболее молодом обнажении № 4 (караганский горизонт, выше слоя I обнажения № 2), хотя состав мирмекофауны приблизительно тот же, что и в IX слое, соотношение групп существенно отличается: из 35 найденных отпечатков 21 — *Lasius*, 10 — *Paraphaenogaster* и 2 — *Liometopum*.

Различия в соотношении *Lasius* и *Paraphaenogaster* в обнажении № 4 и в IX слое обнажений № 1, 2, 3 трудно объяснить различиями в условиях захоронения по следующим причинам.

1. Поскольку в одних и тех же слоях откладывались «*Camponotites*» (вылет крылатых скорее всего весной), *Liometopum* (вылет в середине лета) и *Lasius* (лет в середине и второй половине лета), отложение шло более или менее равномерно в течение сезона.

2. Различия в плотности покровов *Lasius* и *Paraphaenogaster* не могут сказываться на сохранности отпечатков, поскольку всюду сохраняются главным образом крылья муравьев.

3. Различия могут быть связаны с различиями в размерах насекомых и удалением места захоронения от берега: в удаленных от берега участках должно попадать в воду относительно большее количество мелких насекомых. Поскольку *Paraphaenogaster* крупнее *Lasius*, обнажение № 4 должно было бы находиться дальше от берега. Однако, если посмотреть на соотношение крупных и мелких особей в пределах рода, мы увидим скорее обратную картину: из пяти особей *Lasius*, найденных в IX слое, лишь один — самка, а из 21 особи в обнажении № 4 — 9 самок. Выше указывалось, что крылья *Paraphaenogaster* из обнажения № 4 также отличаются более крупными размерами.

Попытаемся представить, как выглядела структура комплексов муравьев в биогеоценозах IX слоя и обнажения № 4. Такой анализ возможен, поскольку

Таблица 3

1964] по слоям обнажений Вишневой балки (Ставропольский край, караганский горизонт

по слоям						Обнажение № 4	
VII	V		III	I			
кол.	кол.	%	кол.	кол.	%	кол.	%
2	158	100	37	271	100	1265	100
0	3	1,9	0	0	0	13	1,0
0	5	3,2	1	44	16,4	72	5,7
0	3		0	42		38	
0	4		1	2		24	
1	47	29,7	8	91	33,5	617	48,7
0	7	4,4	1	5	1,8	21	1,6
0	2	1,4	0	2	0,7	34	2,7
0	0		0	1		1	
0	2		0	1		10	
0	0		0	0		0	
0	0		0	0		20	
0	0		0	0		2	

муравьи, вследствие социального образа жизни, практически не имеют конкурентов и поэтому в любом биогеоценозе существуют как автономный коадаптивный комплекс. На территории Палеарктики существует три основных типа коадаптивных комплексов муравьев — аридный, гумидный и севиаридный (степной). В аридном комплексе [Длусский, 1975б] все муравьи являются герпетобионтами, т. е. собирают пищу на поверхности почвы. Деление биогеоценоза между муравьями осуществляется за счет пищевой специализации. Во-первых, существуют четыре группы, четко различающиеся по характеру питания: карпофаги, или фитофаги (все пустынные *Mutamicinae* кроме *Crematogaster*), питающиеся семенами, дневные зоонекрофаги (все *Dolichoderinae* и *Formicinae*, кроме *Camponotus*), питающиеся трупами насекомых (главным образом трупами муравьев-карпофагов) и изредка — живыми подвижными насекомыми, ночные зоофаги (*Camponotus*), питающиеся линяющими или ночными малоподвижными насекомыми с мягкими покровами (главным образом термитами) и афидофаги (*Crematogaster*), питающиеся главным образом тлями. Зоофаги часто используют в пищу экскременты Нотоптера. Во-вторых в каждом аридном биогеоценозе встречается по несколько видов карпофагов и дневных зоонекрофагов, резко отличающихся размерами рабочих особей. Одновременное существование разных представителей одной трофической группы оказывается возможным потому, что размер рабочих тесно коррелирован с размером добычи. Как правило, наиболее многочисленными в аридных биогеоценозах бывают карпофаги.

В гумидных биогеоценозах состав пищи у всех видов приблизительно одинаков: трупы насекомых, малоподвижные насекомые с мягкими покровами, экскременты Нотоптера, главным образом тлей, и семена растений-мirmекохоров. Муравьи делят между собой биогеоценоз по вертикали: каждый вид добывает пищу преимущественно в одном ярусе [Арнольди, 1937; Сейма, 1971]. Геобионты (подроды *Caurolasius* и *Chthonolasius* рода *Lasius*) добывают пищу преимущественно в почве, стратобионты (большинство *Mutamicinae*) — в подстилке, герпетобионты (подрод *Lasius* s. str. рода *Lasius*, *Tapinoma*, некоторые *Formica* и *Camponotus*) — на поверхности почвы, хортобионты (некоторые *Formica*) — в траве и дендробионты (*Dolichoderus*, большинство *Camponotus* лесной зоны, некоторые *Myrmicinae*) — в кронах и на стволах деревьев. Помимо этого в лесных биогеоценозах, как правило, имеются виды с охраняемой территорией или виды-доминанты, зона деятельности которых занимает несколько ярусов. Для этих муравьев характерны высокая численность семей (сотни тысяч и даже миллионы особей), большая (до нескольких га) кормовая территория, защищаемая от других семей видов-

доминантов, и система дорог, соединяющих главное гнездо с гнездами-филиалами и с кормовыми деревьями. Расположение гнезд, дорог, кормовых участков видов-доминантов определяет распределение гнезд других видов муравьев [Kaczmarek, 1953; Стебаев, Резникова, 1974]. Более древними представителями этой группы являются виды *Liometopum* и подрода *Dendrolasius* рода *Lasius*, а более молодыми — виды подрода *Formica* s. str. рода *Formica* (рыжие лесные муравьи). В лесных гумидных биогеоценозах наиболее многочисленными являются герпетобионты, стратобионты и виды-доминанты, а в луговых — геобионты, стратобионты и герпетобионты. В зависимости от характера растительности соотношение этих групп может меняться.

Муравьи степной зоны занимают промежуточное положение. В субаридном комплексе с одной стороны можно выделить трофические группы карпофагов и зоо-некрофагов, а с другой стороны, помимо герпетобионтов встречаются геобионты, стратобионты и хортобионты, хотя деление ярусов выражено здесь менее четко, чем в гумидных областях. Характерной особенностью субаридных комплексов Палеарктики является резкое численное преобладание герпетобионтов и хортобионтов зоо-некрофагов (*Plagiolepis*, *Tapinoma*, *Lasius*, *Formica*, *Proformica*, *Cataglyphis*).

Муравьи тропических лесов в этом плане до сих пор никем не изучались. Однако можно сказать, что структура комплексов здесь гораздо сложнее, чем в умеренной зоне. С одной стороны, имеется ярко выраженная ярусность (особенно богато представлены дендробий и стратобий), а с другой — наблюдается специализация по питанию (*Dacetini*, специализировавшиеся к охоте на ноговохвосток, *Dorylinae*, питающиеся социальными насекомыми, *Attini*, выращивающие «грибные сады» на компосте из листьев).

При анализе мирмекофауны IX слоя Ставрополья бросается в глаза наличие отпечатков *Liometopum*. Все современные виды рода являются видами-доминантами, конкурирующими с *Formica* и *Dendrolasius*, и в Палеарктике почти повсеместно вытесненные ими. Эти муравьи строят гнезда в старых дуплистых деревьях. Эоценовые виды рода также были связаны с деревьями. Поэтому можно с уверенностью говорить, что в это время существовал достаточно влажный лес со старыми дуплистыми деревьями. В этом лесу основу комплекса составляли *Liometopum*, игравшие роль рыжих лесных муравьев в наших лесах. Отметим, что современный *Liometopum microcephalum* Rapt. в Европе строит гнезда главным образом в дубах, а на Дальнем Востоке — в кедрах. В отложениях Вишневой балки найдены остатки сосны — *Pinus saturni* Ung. и дуба *Quercus aspera* Ung. [Беккер-Мигдисова, 1964].

Во всех биогеоценозах неспециализированные *Lasius* выступают как герпетобионты зоо-некрофаги. Значительную часть пищевого рациона этих муравьев составляют экскременты тлей. В лесах умеренной зоны *Lasius* всюду являются одними из самых массовых муравьев. Естественно предположить, что и в Караганском лесу Ставрополья *Lasius veticulus* занимал ту же экологическую нишу.

Несколько сложнее вопрос об экологии *Paraphaenogaster*. Эти муравьи не могли быть ни дендробионтами (среди *Mymicinae* Палеарктики настоящими дендробионтами являются только представители специализированной трибы *Crematogastrini* и виды *Leptothorax* Mayg, отличающиеся очень мелкими размерами), ни геобионтами. Муравьи — геобионты должны обладать либо мелкими размерами, либо повышенной горизонтальной подвижностью тела, как *Ponerinae*, либо как *Lasius flavus* (F.), строить систему подземных ловчих галлерей. Но последнее предполагает высокий уровень социальной организации, что мало вероятно для примитивных *Mymicinae*. *Paraphaenogaster* могли бы быть герпетобионтами, но в таком случае они должны были бы питаться другой пищей, нежели *Lasius*. Однако все *Mymicinae* лесов умеренной и субтропической зон являются зоо-некрофагами и карпофагия развивается у них только в условиях аридности. Исключение представляет *Tetramorium caespitum* (L.), вид явно степного происхождения, обитающий в лесной зоне на открытых прогреваемых местах. Нахождение в тех же слоях *Bibionidae* и *Sciaridae* указывает на то, что в караганском лесу Ставрополья была богатая подстилка и, следовательно, в комплексе муравьев должны были быть многочисленными стратобионты. Ими не могли быть крупные «*Camponotites*», а численность *Ponerinae* слишком мала. Отсюда следует, что *Paraphaenogaster*

должны были быть стратобионтами зоо-некрофагами, подобно *Myrmica* и *Aphaenogaster* в лесах умеренной зоны и субтропиков. Редукция глаз у *Paraphaenogaster* также свидетельствует в пользу скрытого образа жизни этих муравьев.

Геобионтами могли быть *Ponerinae*, однако, поскольку в этом биогеоценозе обитали термиты (табл. 3), численность геобия не могла быть высокой.

Обычно в тех биогеоценозах, где многочисленны термиты, имеются виды муравьев, специализировавшихся на питании ими. В IX слое обнажения № 3 найдено крыло «*Catponotites*» *macropterus*. Этот гигантский муравей мог быть только герпетобионтом. Из-за значительных различий в размерах он не мог быть конкурентом *Lasius velutinus*. По аналогии с пустынными крупными *Catponotus* можно предположить, что значительную часть пищевого рациона этого муравья составляли термиты.

Среди крупных Formicinae, на крыльях которых отсутствует ячейка тиси, большинство (*Polyrhachis*, *Oecophylla*, многие *Catponotus*) являются дендробионтами. Можно предположить, что «*Catponotites*» были дендробионтами в караганском лесу Ставрополья.

В материале отсутствуют муравьи, которых мы могли бы рассматривать, как хортобионтов. Однако отметим, что у Formica, которые являются хортобионтами в наше время (и существовали в миоцене), нет настоящего брачного лёта. Самки этих муравьев бегают по земле, а самцы отыскивают их по запаху. Поэтому эти муравьи должны были сноситься в воду гораздо реже, чем *Lasius* или Myrmicinae, у которых спаривание происходит в воздухе.

В обнажении № 4 не найдено крыльев *Liometopum*, которые являются безусловными индикаторами лесных биогеоценозов. Однако общая структура комплекса муравьев сохранилась прежней, хотя и изменилось и приблизилось к современному соотношение герпетобионтов и стратобионтов. Это указывает на то, что биогеоценоз несколько изменился, но остался лесным. На изменение структуры биогеоценоза указывает и изменение соотношения других групп наземных насекомых: постепенно увеличивалось относительное количество Diptera и уменьшалось количество Homoptera (табл. 2). Интересно отметить, что параллельно с увеличением численности *Lasius* шло увеличение удельного веса тлей среди Homoptera (табл. 2). Это не удивительно, поскольку *Lasius* — одни из наиболее тесно связанных с тлями муравьев.

Климат на территории Ставрополья в караганское время был умеренно влажным (наличие *Liometopum*) и теплоумеренным или субтропическим (одновременное нахождение *Ponerinae*, распространенных в настоящее время в тропиках, субтропиках и теплоумеренном климате, и *Lasius* и *Liometopum*, распространенных в умеренной и субтропической зонах). Это подтверждается и палеоботаническими данными [Беккер-Мигдисова, 1964]: в одних и тех же слоях обнаружены остатки сосны *Pinus saturni* Ung. и дуба *Quercus aspera* Ung., субтропических растений (очевидно, составлявших 2 ярус и подлесок) *Sabal haeringiana* Heeg, *Laurus labages* Ung., *Cinnamomum scheuchzeri* Heeg, *C. rossmasleri* Heer, *Myrica* sp., *Rhus obovatus* Ett. и тропического кустарника *Dahlbergia bella* Heer.

В миоценовых отложениях Киргизии (Чон-Туз) найдено 22 отпечатка муравьев, в основном плохой сохранности, по которым удалось описать лишь три вида (по одному экземпляру каждый): *Protamblyopone inversa*, *Rhitidoponera kirghizorum* (*Ponerinae*) и *Kotshkorkia laticeps* (*Dolichoderinae*). *Rh. kirghizorum* скорее всего относится к группе мелких представителей рода (подрод *Chalcoponera*), многочисленных в Австралии и являющихся, подобно нашим *Myrmica*, стратобионтами. *Kotshkorkia laticeps* — это довольно крупные (около 10 мм) муравьи с плотными покровами, хорошо развитыми глазами и нормальными ходильными конечностями, которые могли быть герпетобионтами или неспециализированными дендробионтами.

*Protamblyopone* отличается от всех остальных известных представителей трибы Amblyoponini неспециализированными мандибулами. Интересно отметить, что ни в балтийском янтаре, где было изучено 11679 инклюзов, ни в сланцах Флориссанта, где было изучено 5534 отпечатка муравьев, не были ни разу обнаружены представители трибы Amblyoponini — наиболее примитивной трибы ponerоидного комплекса подсемейств. В то же время в верхнемеловых отложениях Южного Казахстана (Кызыл-Жар) 1 из 5 отпечатков [*Archaeopone kzylzharika*, Длусский, 1975a] и в миоценовых отложениях Киргизии — 1 из 22 отпечатков принадлежат

представителям этой трибы. По всей видимости, в Геленденской, а затем Полтавской ботанико-географических областях эти муравьи были довольно обычными.

У современных амблиопонин мандибулы сильно модифицированы, что, видимо, связано с высокой пищевой специализацией этих муравьев. Например, *Amblyopone pluto* в Западной Африке [Gotwald, Lévieux, 1972] и *A. pallida* в Северной Америке [Wilson, 1971] пытаются исключительно губоногими многоножками, *A. australis* в Австралии [Wheeler, 1933] — крупными почвенными личинками жуков (щелкунов, пластиначатоусых), *Muropone castanea* на о-ве Новая Гвинея [Wilson, 1971] — крупными личинками древесных жуков. Большинство современных видов этой трибы являются гео- или стратобионтами.

Из остальных 19 отпечатков, найденных в Чон-Тузе, 6 принадлежит *Camponotus* spp. (5 самцов, длина тела 9—10 мм, 1 самка — 11,5 мм) и 13 — небольшим плохо сохранившимся крылатым муравьям с одночлениковым стебельком и округлым брюшком без перетяжки (т. е. «*Formicites*»). Один из этих отпечатков (№ 372/437а) явно отличается от остальных; оставшиеся по размерам разбиваются на 2 неравные группы: 8 отпечатков 5 мм длиной и 4 отпечатка 7—7,5 мм длиной. Это могут быть самцы и самки какого-то массового вида (или рода) типа *Lasius* или *Iridomyrmex*.

Хотя имеющиеся данные очень скучны, все же на их основании можно утверждать, что структура миоценового комплекса муравьев Чон-Туза отличалась от комплексов современных лесов или пустынь Средней Азии. Во-первых, здесь отсутствовали или были редкими карпофаги, всегда представленные видами *Mymicinæ* и являющиеся доминирующей группой муравьев почти во всех пустынях Земли (кроме экстрааридных). Во-вторых, нередкими были гео- или стратобионты, совершенно отсутствующие в настоящих пустынях. В то же время численность их явно ниже, чем в лесных комплексах (см. выше). Не найдены в Чон-Тузе и специализированные дендробионты, характерные для тропических лесов. Самки и рабочие дендробионтов, выгрызающих ходы в древесине, имеют твердый жевательный край мандибул, как правило, хорошо сохраняющийся на отпечатках, и укороченные конечности, а специализированные виды, живущие в кронах, имеют вытянутые грудь и голову и удлиненные конечности. Ни те, ни другие формы в Чон-Тузе не обнаружены.

Больше всего миоценовая фауна Чон-Туза похожа на фауну саванны. В качестве примера можно взять хорошо изученные саванны Берега Слоновой Кости [Lévieux, 1966, 1973]. Наиболее многочисленны здесь виды рода *Camponotus*, среди которых есть как наземные (*C. acuarimensis* — самый распространенный вид, до 32% всех гнезд), так и древесные формы. Обычны и мелкие герпетобионты зоо-некрофаги (*Acantholepis*, *Paratrechina* — до 17% гнезд). Часто встречаются гео- и стратобионты, относящиеся к родам *Amblyopone*, *Nyropone*, *Mesoponera* (Ропегинæ). Были обнаружены также и мелкие *Mymicinæ*, которые могут быть (питание не изучалось) карпофагами (*Tetramorium*, *Pheidole*). Их гнезда на разных участках составляли от 5 до 30% от общего числа гнезд (среднее 12,5%). Для сравнения можно указать, что в Сахаре гнезда карпофагов составляют от 36 до 59% (среднее — 52%) от общего числа гнезд муравьев [Délye, 1968], а в саксаульниках Каракумов — от 58 до 72% [Длусский, 1975].

Таким образом, анализ мирмекфауны Чон-Туза приводит нас к выводу, что в миоцене на территории современной Киргизии была саванна или субтропическое редколесье. Этот вывод совпадает с данными палеоклиматологии [Синицын, 1967].

Нахождение *Dolichoderus tauricus* sp. nov. в миоценовых отложениях Крыма (Керчь) говорит о том, что здесь в это время росли большие деревья, так как все виды рода *Dolichoderus* являются настоящими дендробионтами.

Таким образом, на основании изучения фауны муравьев миоценена можно сделать следующие выводы о характере биогеоценозов:

1. На территории Киргизии (Чон-Туз) в миоцене скорее всего было тропическое или субтропическое редколесье типа саванны.
2. На территории Ставрополья (Вишневая балка) в нижнекараганское или верхнечокракское время существовали биогеоценозы, не имеющие аналогов современной Палеарктике и возможно напоминающие саванну.
3. Эти биогеоценозы в Ставрополье в течение караганского времени сменились субтропическими лесами, причем структура биогеоценоза становилась все более похожей на современную.

Настоящая работа является первой попыткой использования анализа комплексов муравьев для реконструкции биогеоценозов прошлого. Нам кажется, что муравьи являются идеальным объектом для такого рода реконструкций. Классический метод видов-индикаторов может приводить к серьезным ошибкам, так как экология вымерших видов может существенно отличаться от экологии родственных ныне существующих. Взаимоотношения между несоциальными насекомыми в биогеоценозах необычайно сложны и поэтому использование их для реконструкции структуры биогеоценозов прошлого представляет большие трудности. В то же время автономность и сравнительная простота комплексов муравьев позволяет надежно реконструировать структуру биогеоценозов, используя сравнительно небольшой материал.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев.* — Докл. АН СССР, 1937, т. 16, № 6, с. 343-345.
- Беккер-Мигдисова Е. Э. Третичные равнокрылые Ставрополья.* — Тр. ПИН, 1964, т. 104, с. 1-114.
- Длусский Г. М. Formicoidea.* — В кн.: А. П. Расницын. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975а, с. 114-121.
- Длусский Г. М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба.* — В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975б, с. 159-185.
- Длусский Г. М., Кулянская А. Н. Численность и биомасса муравьев, как показатель их значения в лесных биогеоценозах Южного Приморья.* — Тр. Биол.-почв. ин-та. Владивосток, 1972, т. 7 (110), с. 20-33.
- Залесский Ю. М. Новый третичный муравей.* — Сов. геология, 1949, № 40, с. 50-54.
- Попов В. В. Два новых ископаемых муравья с Кавказа (Hymenoptera, Formicidae).* — Тр. Палеозоол. ин-та, 1932, т. 2, с. 17-21.
- Сейма Ф. А. К вопросу об отношении муравьев с охраняемыми и неохраняемыми гнездовыми территориями.* — В кн.: Муравьи и защита леса (Материалы 4-го всесоюзного симпозиума по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса). М.; 1971, с. 69-71.
- Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию.* Л.: Недра, 1967.
- Стебаев И. В., Резникова Ж. И. Система пространственных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев.* — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 8, с. 1200-1212.
- Brown W. L. A comparision of the Hylean and Congo-West african rain forest ant faunas.* — In: Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review / Ed. B. I. Meggers et al., 1973, p. 161-185.
- Carpenter F. M. The fossil ants of North America.* — Bull. Mus. compar. Zool., Harvard coll., 1930, vol. 70, N 1, p. 1-66.
- Délye G. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara.* Marseille, 1968.
- Gotwald W. H., Lévieux J. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus Amblyopone (Hymenoptera, Formicidae).* — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2, p. 383-396.
- Heer O. Die Insektenfauna der Tertiärbegilde von Oeningen und Radoboj in Croatiens.* — Neue Denkschr. allg. Schweiz. Geol. Ges. Naturw., 1849, Bd. 2, 264 SS.
- Kaczmarek W. Badania nad zespółami mrówek lesnych.* — Ecol. pol., 1953, t. 1, N 2, s. 69-96.
- Lévieux J. Traits généraux de peuplement en fourmis terricoles d'une savane de Côte-d'Ivoire.* — C. r. Acad. sci., 1966, D262, N 4, p. 1583-1585.
- Lévieux J. Étude du peuplement en fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire.* — Rev. ecol. et biol. sol., 1973, t. 10, N 3, p. 379-428.
- Mayr G. L. Vorläufige studien über die Radoboj-formiciden.* — Jahrb. Komigl. K. Geol. Reichsmus, Wien, 1867, Bd. 17, S. 47-62.
- Taylor R. W. A monographic revision of the ant genus *Ponera* Latr. (Hymenoptera—Formicidae).* — Pacif. Insect. Monogr., 1967, vol. 13, 112 p.
- Wheeler W. M. Colony founding among ants with an account of some primitive australian species.* Cambridge (Mass.), 1933.
- Wilson E. O. The insectes societies.* Cambridge (Mass.), 1971, 548 p.